ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 45, 4, 2011

УДК 595.42

ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА КЛЕЩЕЙ ГРУППЫ PSOROPTIDIA (ACARI: ASTIGMATA), СВЯЗАННЫХ С МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

© А. В. Бочков

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: prostigmata@zin.ru

Поступила 17.05.2011

Проведен анализ распространения паразитических клещей группы Psoroptidia на млекопитающих. Почти все псороптидии, связанные с млекопитающими, принадлежат к полифилетическому надсем. Sarcoptoidea. Клещи комплекса Psoroptidae (Lobalgidae, Psoroptidae и Paracoroptinae) независимо друг от друга перешли к паразитизму на плацентарных млекопитающих с птиц. Клещи комплекса Sarcoptidae, включающего всех остальных псороптидий, связанных с млекопитающими, независимо ответвились от общего с остальными Psoroptidia ствола. Эти клещи широко представлены как на сумчатых, так и на плацентарных млекопитающих и первично или вторично отсутствуют на Monotremata.

Ключевые слова: Acari, Astigmata, Psoroptidia, Sarcoptoidea, постоянные паразиты, млекопитающие, происхождение паразитизма.

Группа Psoroptidia (Acariformes: Astigmata) включает более 3100 видов, 600 родов и 48—50 семейств (OConnor, 2009). Одни авторы, признавая монофилию этой группы, тем не менее не придают ей таксономического статуса (OConnor, 2009), тогда как другие рассматривают ее в ранге когорты (Yunker, 1955) или принятой в настоящей работе категории парвотряда (Миронов, Бочков, 2009). Псороптидии, за исключением большинства видов сем. Pyroglyphidae, являются постоянными и высокоспециализированными паразитами птиц и млекопитающих (OConnor, 2009). Некоторые представители парвотряда вызывают кожные заболевания человека и животных (см. обзоры: Балашов, 1982, 2009). Многие Psoroptidia, например, волосяные клещи семейств Atopomelidae, Chirodiscidae и Listophoridae, поедающие смазку волос хозяина, являются скорее комменсалами, а не паразитами. Однако, поскольку полное отсутствие их вредоносности для хозяина не является доказанным, предпочтительнее относить их к паразитам (Балашов, 1982, 2009). Среди остальных астигматических клещей только несколько видов сем. Histiostomatidae (роды *Loxanoetus* и *Otanoetus*) населяют слуховые проходы слонов и крупных непарнокопытных, а некоторые клещи сем. Rosensteiniidae перешли к постоянному обитанию на теле рукокрылых сем. Molossidae (OConnor, 2009). Согласно современным филогенетическим представлениям, парвотряд Psoroptidia состоит из двух основных филогенетических стволов — надсем. Pterolichoidea или, так называемые низшие псороптидии и Analgoidea-Sarcoptoidea или высшие псороптидии (OConnor, 1982, 2009; Миронов, Бочков, 2009). Низшие псороптидии и Analgoidea связаны с птицами, тогда как клещи надсем. Sarcoptoidea паразитируют исключительно на млекопитающих (OConnor, 2009).

В пределах группы Psoroptidia переход к паразитизму согласно мнению одних авторов был однократным (Klimov, OConnor, 2008; Dabert et al., 2010), тогда как другие авторы полагают, что он произошел независимо в стволах высших и низших псороптидий (Atyeo, Gaud, 1979). Сем. Pyroglyphidae единственное среди псороптидий, включающее свободноживущие формы, согласно всем авторам, принадлежит к стволу высших псороптидий (Analgoidea-Sarcoptoidea) (OConnor, 2009). В последних филогенетических концепциях (Klimov, OConnor, 2008; Dabert et al., 2010; Bochkov, OConnor, 2010) это семейство берет начало в сердцевине данного ствола. Наличие в этом семействе свободноживущих форм объясняется некоторыми авторами (Klimov, OConnor, 2008; Dabert et al., 2010) обратным переходом от паразитического образа жизни к нидиколии. Данная гипотеза представляется маловероятной по двум основным причинам. Во-первых, исходя из гипотезы о переходе Pyroglyphidae от паразитизма к нидиколии, трудно объяснить их отсутствие на птицах филогенетически близких к хозяевам пироглифид, таких как Fringillidae и Emberizidae (Passeriformes), а также на большинстве видов Piciformes. Во-вторых, трудно представить себе селективные преимущества, которые получают адаптированные к обитанию на хозяине клещи, перейдя обратно в гнездо. Поэтому резонно предположить, что паразитизм возникал среди Psoroptidia неоднократно. Вероятно, низшие псороптидии надсем. Pterolichoidea перешли к паразитизму на птицах независимо от остальных клещей парвотряда (Gaud, Atyeo, 1979). Среди высших псороптидий паразитизм, по-видимому, независимо возник у перьевых клещей надсем. Analgoidea — паразитов птиц, у клещей сем. Pyroglyphidae, сохранившего множество свободноживущих нидиколов, связанных с дуплогнездными птицами, а также у клещей надсем. Sarcoptoidea, паразитирующих на млекопитающих. Следует особо отметить, что надсем. Sarcoptoidea, ранее считавшееся монофилитическим (OConnor, 1982), согласно последним работам, основанным на молекулярных (Klimov, OConnor, 2008; Dabert et al., 2010) и морфологических данных (Bochkov, OConnor, 2010), является явно полифилетическим таксоном и состоит из двух комплексов семейств: «комплекс Psoroptidae (Psoroptidae и Lobalgidae)» и «комплекс Sarcoptidae (Atopomelidae, Chirodiscidae, Chirorhynchobiidae, Gastronyssidae, Lemurnyssidae, Listrophoridae, Myocoptidae, Pneumocoptidae, Sarcoptidae и Rhyncoptidae)» (Bochkov, 2010). Причем предки семейств Psoroptidae и Lobalgidae (комплекс псороптид) филогенетически связаны с различными перьевыми клещами надсем. Analgoidea, а не с остальными Sarcoptoidea и поэтому, вероятно, независимо друг от друга перешли к паразитизму на млекопитающих с птиц (Klimov, OConnor, 2008; Bochkov, OConnor, 2010). Таким образом, состав надсем. Sarcoptoidea следует ограничить комплексом Sarcoptidae, а семейства комплекса Psoroptidae отнести к соответствующим группировкам семейств перьевых клещей. Однако до опубликования детальной филогении высших псороптидий эти 2 комплекса семейств временно рассматриваются в составе единого надсемейства (Bochkov, 2010).

Почти все виды саркоптоидей являются моно- или олигоксенными паразитами. Диагнозы всех семейств надсем. Sarcoptoidea, включающего оба комплекса семейств, ключи ко всем родам и списки хозяев всех видов этого надсемейства были недавно опубликованы (Bochkov, 2010). Клещи надсемейства были отнесены нами ранее к 4 морфоэкотипам: накожные, кожероющие, волосяные и респираторные (Бочков, 2007). Внутрикожный и внутритканевой морфоэкотипы, характерные для паразитических Prostigmata, отсутствуют среди Sarcoptoidea.

Обзор паразито-хозяинных связей Psoroptidia, связанных с млекопитающими, содержится в нескольких сводках (Балашов, 1982; OConnor, 1982, 2009; Fain, Hyland, 1988; Fain, 1994). Однако эти работы либо сильно устарели, либо, подобно недавно опубликованной монографии Ю. С. Балашова (2009), были посвящены общему анализу отношений между паразитическими членистоногими и наземными позвоночными.

Настоящая работа, посвященная анализу распространения клещей парвотряда Psoroptidia на млекопитающих, призвана восполнить этот пробел. При обсуждении паразито-хозяинных связей мы опирались на предложенную нами ранее систему надсем. Sarcoptoidea и составленные полные списки хозяев этих клещей (Bochkov, 2010). Систематика млекопитающих приведена по последнему изданию каталога Вильсона и Ридера (Wilson, Reeder, 2005). Филогения млекопитающих и названия основных клад даны по: Asher, Helgen (2010).

Надсем. SARCOPTOIDEA

Комплекс Sarcoptidae

Сем. Sarcoptidae. Включает 117 видов 15 родов, относящихся к 3 подсемействам. Филогения семейства детально реконструирована (Klompen, 1992). Клещи подсем. Diabolicoptinae зарегистрированы на сумчатых млекопитающих и представлены всего 3 видами, относящимися к родам *Diabolicoptes* (1 вид) и *Satanicoptes* (2 вида). Все они известны в основном с хищных австралийских сумчатых сем. Dasyuridae (Dasyuromorphia). По своей морфологии эти клещи резко отличаются от представителей двух других подсемейств и поэтому явно изначально связаны с сумчатыми.

Клещи подсем. Teinocoptinae широко распространены на рукокрылых (9 родов клещей). Их паразитизм на хищных и других хозяевах имеет явно вторичную природу (Klompen, 1992). Представители подсем. Sarcoptinae связаны с сухоносыми обезьянами инфраотряда Simiiformes (3 рода клещей) и грызунах (1 род клещей). Один из видов этого подсемейства, а именно чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei* (L., 1758), будучи изначально связанным с человеком, колонизировал представителей более чем 16 семейств 9 отрядов сумчатых и плацентарных млекопитающих (Fain, 1968; Domrow, 1992; Klompen, 1992).

Судя по распространению этих клещей по таксонам плацентарных, можно предположить, что их изначальными хозяевами были отдаленные предки рукокрылых, по-видимому, получившие саркоптид от сумчатых. Прямые потомки этих клещей дали начало современному подсем. Teinocoptinae. Еще до возникновения тайнокоптин, по-видимому, часть саркоптид перешла с предков рукокрылых либо на общих предков Euarchontoglires, сохранившись ныне только на сухоносых обезьянах инфраотряда Simiiformes и некоторых грызунах, либо, что более вероятно, непосредственно на предков сухоносых обезьян, а уже с них на грызунов. Гипотеза, постулирующая паразитизм саркоптид на общих предках плацентарных млекопитающих, маловероятна, поскольку требует независимого вымирания этих клещей на большинстве отрядов клады Boreoeutheria и на предках клады Atlantogenata. Учитывая экологию этих клещей, не зависящих от строения волосяного покрова, и примеры успешной колонизации множества филогенетически удаленных хозяев чесоточным зуднем, такие вымирания было бы довольно трудно объяснить.

Сем. Rhyncoptidae. Включает 12 видов 4 родов. Виды этого семейства внедряются в волосяные фолликулы териевых млекопитающих. Филогения семейства реконструирована на родовом уровне (Klompen, 1993). Клещи монотипичного рода *Caenolesterocoptes* паразитируют на ценолестных сумчатых (Paucituberculata) в Южной Америке. В кладограмме Кломпена (Klompen, 1993) первая дихотомия проходит между этими клещами и остальными родами, известными с плацентарных млекопитающих. Клещи рода *Ursicoptes* (2 вида) известны с хищных (Carnivora) семейств Ursidae и Procyonidae в Европе и Северной Америке. Клещи монотипичного рода *Saimirioptes* и *Audycoptes* (2 вида) паразитируют на Cebidae в Южной Америке. Среди клещей рода *Rhyncoptes* (5 видов) два вида паразитируют на южно-американских обезьянах сем. Cebidae, два вида — на обезьянах сем. Cercopithecidae в Африке и Азии, и один вид *R. recurvidens* Lawrence, 1956, видимо, вторично перешел на дикобразов сем. Hystricidae (Rodentia) в Африке. Имеющиеся к настоящему времени данные о разнообразии семейств и распространении по хозяевам клещей сем. Rhyncoptidae весьма фрагментарны.

Сем. Chirorhynchobiidae. Включает 3 вида, относящихся к единственному роду *Chirorhynchobia*. Все они обнаружены на рукокрылых сем. Phyllostomidae в Южной Америке.

Сем. Myocoptidae. Включает более 60 видов 6 родов. Филогения миокоптид не разработана. Myocoptidae — космополитическое семейство, но подавляющая часть видов этих клещей в настоящее время описана из Голарктики и Африки. В Южной Америке и Австралии известны только единичные представители семейства. Клещи семейства почти исключительно связаны с грызунами (Rodentia), что позволяет предположить, что и само оно, по всей видимости, сформировалось на этих хозяевах. Известны находки *Myocoptes musculinus* (Koch, 1844) — паразита мышевидных грызунов сем. Muridae, на сумчатых (Domrow, 1992). Еще один вид рода *Myocoptes*, *M. ictonyx* Fain, 1970, вероятно, перешел с грызунов на африканских куньих *Ictonyx striatus* (Mustelidae). По причине слабой изученности делать какие-либо заключения о закономерностях распространения этих клещей на грызунах является преждевременным.

Сем. Atopomelidae. Включает более 400 видов 46 родов. Филогения семейства в настоящее время совершенно не разработана, и надродовые группировки до сих пор не выделены.

Клещи семейства широко представлены как на плацентарных, так и на сумчатых млекопитающих. Причем каждая из этих двух групп хозяев имеет собственный и практически не перекрывающийся набор родов атопомелид. Лишь 4 из 26 видов рода *Murichirus,* связанного в целом с мышиновидными грызунами сем. Muridae Австралии и Новой Гвинеи, по-видимому, вторично перешли с этих хозяев на австралийских сумчатых отряда Diprotodonita. Имеется еще несколько подобных находок атопомелид, изначально связанных с хозяевами другой группы (Bochkov, 2010). Во всех этих случаях с хранящихся в музее заспиртованных млекопитающих были собраны единичные экземпляры клещей и поэтому, скорее всего, данные находки следует считать случайными контаминациями.

На австралийских сумчатых зарегистрированы клещи 20 родов. Из них клещи монотипического рода *Notoryctobia* связаны с хозяевами крайне малочисленного отряда Notorycteromorphia, тогда как клещи других 19 родов паразитируют на хозяевах трех остальных отрядов австралийских сумчатых Dasyuromorphia, Diprotodontia и Peramelemorphia. В Новом Свете атопомелиды 7 родов известны с сумчатых всех трех рецентных семейств — Microbiotheriidae (Microbiotheria), Caenolestidae (Paucituberculata) и Didelphidae (Didelphimorphia).

Атопомелиды 20 родов связаны с плацентарными млекопитающими 7 отрядов: Afrosoricida, Carnivora, Erinaceomorpha, Macroscelidea, Primates, Rodentia и Soricomorpha. Как будет показано ниже, эти клещи вторично перешли с грызунов на хищных и прыгунчиков. Эти отряды не имеют специфичных им родов атопомелид.

С африканскими выдровыми землеройками подсем. Potomogalinae (Afrosoricida: Tenrecidae), обитающими в Тропической Африке (3 вида), исходно связаны представители монотипичного рода *Micropotomogalichus*. Следует отметить, что заселившие Мадагаскар тенреки подсем. Tenrecinae сохранили своих клещей, которые относятся к родам *Centetesia* (2 вида) и *Tenrecobia* (2 вида). Тогда как представители двух других наиболее продвинутых мадагаскарских подсемейств Oryzorictinae и Geogalinae утеряли исходных атопомелид, которые вымерли или были вытеснены клещами рода *Listrophoroides*, перешедшими с грызунов на этих хозяев. Атопомелиды отсутствуют на златокротах сем. Chrysochloridae.

С Erinaceomorpha связаны исключительно представители рода *Atopomelus* (5 видов), паразитирующие на гимнурах подсем. Galericinae. Один из видов этого рода — *A. crocidurae* Fain et Lukoschus, 1977 — обитает на нескольких видах белозубок рода *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) в Юго-Восточной Азии и еще один вид — *A. talpae* Fain et al., 1973 — неожиданно был найден на кроте *Talpa romana* (Soricomorpha: Talpidae) в Италии. Остатки гимнур известны из олигоцена и плиоцена Европы вместе с остатками Talpidae (McKenna, Bell, 1997). Таким образом, атопомелиды, вероятно, перешли с гимнур на некоторых европейских кротов, переживших оледенение в теплых рефугиумах, и их находка на *T. romana* есть результат этого перехода. Белозубки являются по своему происхождению африканской группой, проникшей в Юго-Восточную Азию, где на них и перешли атопомелиды с гимнур. На остальных представителях сем. Erinaceidae атопомелиды отсутствуют, вероятно, в связи с модификациями их волосяного покрова и расположением современных центров разнообразия многих родов этих хозяев вне тропиков.

На Soricomorpha исходно обитают клещи монотипичного рода *Cubanochirus*, паразитирующие на щелезубах сем. Solenodontidae. В целом фауна атопомелид данного отряда очень обеднена. Из 3 семейств сорикоморф атопомелиды, изначально связанные с этой группой, зарегистрированы только на представителях щелезубов. Это можно объяснить тем, что центры разнообразия ряда групп современных сорикоморф, например многих родов сем. Soricidae или Talpidae, лежат вне зоны благоприятных для атопомелид климатических факторов. С другой стороны, отсутствие атопомелид на афротропических белозубках остается не вполне понятным.

С приматами исходно связаны атопомелиды двух родов. Один из них — *Listrocarpus* (11 видов) — паразитирует на узконосых обезьянах Нового Света семейств Atelidae, Cebidae и Pithecidae. Другой род, *Lemuroptes* (2 вида) — представлен на галаго (Galagidae) и лори (Lorisidae). Интересно, что атопомелиды отсутствуют на высших обезьянах. Рецентные лемуры обитают только на Мадагаскаре, они утеряли исходных атопомелид или не имели их изначально. Современные атопомелиды лемуров перешли на них с эндемичных грызунов сем. Nesomyidae.

С грызунами связаны атопомелиды 12 родов. В подотряде Miomorpha эти клещи зарегистрированы на грызунах 3 семейств из 7 известных; Anomaluromorpha — на представителях обоих семейств, известных в подотряде, Sciuromorpha — на грызунах всех 3 семейств, Hystricomorpha — на представителях 4 семейств из 19; на Castorimorpha атопомелиды не зарегистрированы. Таким образом, атопомелиды известны с 9 семейств грызунов из 34. Наибольшее распространение на грызунах получил род *Listrophoroides* (206 видов). Этот род представлен 17 подродами. Из них 9 подродов связано с тропическими миоморфными грызунами семейств Muridae и Nesomyidae, а виды еще одного подрода паразитируют как на Nesomyidae, так и на мадагаскарских Tenrecidae. Клещи подрода *Alistrophoroides* зарегистрированы на афротропических грызунах и мадагаскарских тенреках. Возможно, что виды с тенреков принадлежат к самостоятельному подроду, но необходимо провести дополнительные исследования. Предки клещей монотипичного подрода *Bilistrophoroides* перешли к паразитизму на тенрековых с мадагаскарских Nesomyidae, как и клещи двух других подродов *Lemurlistrophoroides* (13 видов) и *Belistrophoroides* (1 вид), связанных с лемурами. Клещи подрода *Lemurlistrophoroides* не только успели широко распространиться на хозяевах — лемурах и образовать несколько новых видов, но и перейти на хищного эндемика Мадагаскара — *Eupleres goudotii* (Carnivora: Eupleridae).

Таким образом, атопомелиды плацентарных млекопитающих связаны с представителями всех 3 основных клад хозяев — Atlantogenata (Afrosoricida), Euarchontoglires (Primates и Rodentia) и Laurasiatheria (Soricomorpha и Erinaceomorpha). Опираясь на схему филогенетических отношений млекопитающих, можно предположить, что в процессе эволюции атопомелид имели место вымирания на предках Scrotifera среди хозяев клады Laurasiatheria, среди Euarchontoglires на предках всех Sundatheria и отдельно на зайцеобразных, а среди Atlantogenata на предках Cingulata и Pilosa и на общих предках Paengulata. Отсутствие этих клещей на большинстве Scotifra (китопарнокопытных и непарнокопытных), на предках броненосцев и на общих предках Paengulata (хоботные и сиреновые) можно объяснить резкими изменениями структуры волосяного покрова у этих животных, который является средой обитания атопомелид. Отсутствие атопомелид на зайцеобразных, ближайших из ныне живущих родственниках грызунов объясняется тем, что начальные этапы эволюции этой группы протекали в суровых климатических условиях. В то же время более трудно понять отсутствие атопомелид на рукокрылых, шерстокрылах, тупайях, даманах и неполнозубых. Как и во многих других случаях наиболее вероятной причиной представляется быстрое обособление, которому подверглись предковые популяции этих групп хозяев, свободные от атопомелид. С другой стороны, такие объяснения являются весьма спекулятивными в отсутствии филогенетической системы семейства. Атопомелиды сформировались, по-видимому, еще на общих предках териевых млекопитающих и вполне возможно, что первичными хозяевами атопомелид являются сумчатые, а их паразитизм на плацентарных — есть следствие нескольких очень древних вторичных переходов.

Следует особо отметить, что атопомелиды являются группой, населяющей только тропические или субтропические области. Распространение атопомелид обусловлено не только филогенетическими, а в ряде случаев и экологическими связями их хозяев, но и климатическими факторами. Атопомелиды отсутствуют на большинстве группировок хозяев, чьи центры распространения связаны с недостаточно теплым и влажным климатом. Хорошим примером может служить полное отсутствие этих клещей на грызунах подотряда Castorimorpha или на представителях подсемейств полевок (Arvicolinae) и хомяков Старого Света (Cricetinae). Интересно, что такие широко распространенные хозяева, как, например, крысы *Rattus rattus* и *R. norvegicus* (Muridae) сильно заражены в Юго-Восточной Азии клещами *Listrophoroides cucullatus* (Trouessart, 1893), однако, в Центральной Азии атопомелиды на этих хозяевах отсутствуют (наши данные).

Сем. Chirodiscidae. Включает более 220 видов и 27 родов, относящихся к 4 подсемействам. Филогения хиродисцид остается не разработанной, но выделяемые подсемейства и трибы хорошо морфологически очерчены. Подавляющая часть хиродисцид связана с плацентарными млекопитающими. Единственный вид подсем. Chirodiscinae — *Chirodiscus amplexans* Trouessart et Neumann, 1889 — был описан с птицы лягушкорота *Podargus strigoides* (Caprimulgiformes: Podargidae) из Австралии. Эта находка, однако, считается случайной (Domrow, 1992). Мышевидные грызуны (Muridae), встречающиеся в Австралии, не имеют хиродисцид, а рукокрылые связаны с весьма специализированными клещами подсем. Labidocarpinae, чьи представители весьма морфологически далеки от *Ch. amplexans*. Поэтому мы полагаем, что истинный хозяин данного вида — мелкое сумчатое млекопитающее — жертва *P. strigoides*.

Единственный вид подсем. Lemuroeciinae — *Lemuroecius cheirogalei* Fain, 1968 — паразитирует на лемурах Мадагаскара. Два вида монотипичного подсем. Schizocoptinae распространены на златокротах (Chrysochloridae) в тропической Африке. Последнее подсем. Labidocarpinae делится на 2 трибы. Клещи трибы Labidocarpini (21 род) широко представлены на рукокрылых и только представители монотипичного рода *Rynconyssus* обитают на низших приматах, галаго и лори (Galagidae и Lorisidae). Эти хозяева делят дупла деревьев с рукокрылыми, и предки данного рода клещей, без сомнения, перешли на приматов с летучих мышей. Клещи трибы Schizocarpini имеют более архаичное строение, чем лабидокарпини, и филогенетически весьма разнородный состав хозяев. Клещи рода *Soricilichus* (3 вида) паразитируют на сорикоморфах сем. Soricidae в тропической Африке. Клещи рода *Lutrilichus* (5 видов) связаны с хищными семейств Mustelidae и Viverridae в Евразии, Африке и Северной Америке и, совсем неожиданно, клещи рода *Schizocarpus* (49 видов) паразитируют на двух видах бобров (Rodentia: Castoridae), единственных представителей семейства, доживших до наших дней.

Можно предположить, что клещи сем. Chirodiscidae изначально сформировались на общих предках сумчатых и плацентарных млекопитающих. На сумчатых это семейство ныне представлено почти вымершим, весьма архаичным подсем. Chirodiscinae. На плацентарных млекопитающих хиродисциды распространены весьма мозаично, будучи известны с хозяевах всех трех основных клад, Atlantogenata, Euarchontoglires и Laurasiatheria. Возможно клещи подсемейств Lemuroeciinae и Schizocoptinae, учитывая крайнюю морфологическую обособленность их представителей, являются изначальными паразитами соответственно приматов и златокротов. Тогда как распространение по хозяевам клещей подсем. Labidocarpinae выглядит более сложным. Эти клещи, по-видимому, были первоначально связаны с Laurasiatheria, но сохранились только на некоторых тропических сорицидах (где представлены трибой Schizocarpini) и на рукокрылых, на которых они ныне и «процветают», сформировав приуроченную к этим хозяевам трибу Labidocarpini. Хищные, несущие клещей трибы Schizocarpini, либо сохранили «собственных» хиродисид, либо, что более вероятно, получили их от предков Soricidae. Наличие клещей данной трибы на бобрах, скорее всего, следствие вторичного перехода этих клещей с каких либо «землеройкообразных» хозяев, поскольку на всех остальных грызунах хиродисциды отсутствуют. Сем. Castoridae сформировалось в позднем эоцене Северной Америки и Азии (Rybczynski, 2007), что делает такой переход вполне возможным.

Сем. Listrophoridae. Включает более 160 видов, относящихся к 20 родам, и подразделяется на 2 подсемейства — Aplodontochirinae с единственным видом *Aplodontochirus borealis* Fain et Hyland, 1972 и Listrophorinae, объединяющее все остальные роды. Филогения листрофорид не разработана, хотя подразделение на 2 подсемейства хорошо морфологически обоснованно. В своем распространении листрофориды практически не лимитированы климатическими факторами, будучи известны как из тропиков и субтропиков, так и из северных или умеренных областей. Некоторые виды связаны с хозяевами, населяющими полупустыни и пустыни.

Паразитизм листрофорид на сумчатых встречается очень редко и имеет явно вторичную природу. Так, в роде *Prolistrophorus* (29 видов) 6 видов связаны с одним видом ценолестидного сумчатого *Lestoros inca*, в то время как остальные виды паразитируют на различных неотропических грызунах. В неотропическом роде *Amlistrophorus* 2 вида паразитируют на грызунах, а 2 других вида связаны с сумчатыми: *Amlistrophorus inca* (Fain, 1976) паразитирует на *Lestoros inca* и *A. venezuelensis* (Fain et Lukoschus, 1983) —

на *Monodelphis bravicaudata* (Didelphimorphia: Didelphidae). Последний вид известен по единственному экземпляру самки, собранному с тушки хозяина, хранящейся в музее.

Среди плацентарных млекопитающих листрофориды зарегистрированы на представителях 9 отрядов: Erinaceomorpha, Soricomorpha, Scandentia, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Primates, Pilosa и Macroscelidea. Однако связи листрофорид с представителями части отрядов являются, по-видимому, вторичными. Так, со слоновыми прыгунчиками связан только один вид *Carnilistrophorus rhynchocyoni* (Fain, 1970). Другие три вида этого рода паразитируют на африканских хищных семейств Mustelidae и Viverridae, а один вид известен с грызунов сем. Spalacidae. Вероятно, род *Carnilistrophorus* сформировался на грызунах, а затем его представители перешли на слоновых прыгунчиков и хищных. Два вида рода *Alistrophorus* — *A. medius* Fain et Lukoschus, 1983 и *A. bradypus* Fain, 1981 — были зарегистрированы соответственно на *Tarsius pumilus* (Primates: Tarsiidae) и *Bradypus tridactylus* (Pilosa: Bradypodidae). Эти хозяева являются вторичными для клещей рода *Afrolistrophorus,* остальные 33 вида которых паразитируют исключительно на грызунах. Хищные, вероятно, также получили листрофорид от своих жертв. Однако эти переходы не столь очевидны, и известен как минимум один род этих клещей, *Hemigalichus* (2 вида), связанный исключительно с азиатскими представителями сем. Viverridae. Другой род *Carnilistrophorus*, 4 из 5 представителей которого паразитируют на хищных, был упомянут выше. Наконец, в роде *Lynxacarus* 7 из 11 видов паразитируют на различных Mustelidae, и 1 вид *Lynxacarus morlani* Radford, 1951 был зарегистрирован на рыси *Lynx rufus* (Felidae) в Северной Америке. Остальные 3 вида известны с тупай (Scandentia: Tupaiidae), и 1 вид, вероятно, случайно описан с мышевидного грызуна *Sundamys infralutes* (Muridae), хранящегося в музее. Можно предположить, что как минимум листрофориды родов *Carnilistrophorus* и *Hemigalichus* были унаследованы предками хищных, а не перешли на них с других хозяев. Однако по своей морфологии клещи этих родов крайне близки к листрофоридам с грызунов и зайцеобразных, что делает данное предположение маловероятным. Таким образом, основными хозяевами листрофорид следует, по-видимому, считать плацентарных млекопитающих 4 отрядов: ежеобразных (1 род листрофорид), землеройкообразных (3 рода), тупай (1 род) и грызунов (12 родов). Учитывая разделение листрофорид на 2 основных филогенетических ствола — Listrophorinae и Aplodontochiriinae — наиболее вероятными представляются 2 альтернативных сценария их эволюции. Согласно первой гипотезе, листрофориды сформировались на общих предках грызунов и зайцеобразных (Glires), где и произошла их дивергенция на Aplodontochiriinae и собственно листрофорин. В настоящее время аплодонтохирины сохранились только на грызунах сем. Aplodontodontidae, древнейших представителях отряда грызунов. Клещи подсем. Listrophorinae перешли затем на общих предков Lipotyphla, которые возникли примерно в одно время с грызунами в Азии, и чья базальная дивергенция протекала даже несколько позднее, чем таковая грызунов. Другие клещи подсемейства гораздо позднее заселили представителей рода *Tupaia*. Альтернативная гипотеза предполагает формирование листрофорид на предках Boreoeutheria (Euarchontoglires + Laurasiatheria) и их последующую эволюцию среди Euarchontoglires на грызунах, зайцеобразных и тупайях с вымиранием на приматах и шерстокрылах. Впрочем, необходимо более тщательное обследование Dermoptera, чтобы убедиться в отсутствии на них листрофорид. Согласно этой гипотезе, листрофориды изначально были связаны с Lipotyphla (Laurasiatheria), а не перешли на них с Euarchontoglires. Листрофориды вымерли на Scrotifera, другой ветви Laurasiatheria, по-видимому, из-за модификаций шерстного покрова этих хозяев. Впрочем, не вполне понятным остается их отсутствие на рукокрылых. Первая гипотеза является более экономной, поскольку допускает меньше случаев вымирания аплодонтохирин. Кроме того, отсутствие листрофорид на Archonta, Soledontidae и Chiroptera косвенно свидетельствует в пользу гипотезы, рассматривающей Glires как первичных хозяев листрофорид.

Сем. Lemurnyssidae. Включает 4 вида и 2 рода. Филогения лемурниссид была недавно реконструирована (Bochkov et al., 2008). Монотипичный род *Lemurnyssus* описан с Galagidae (подотряд Strepsirrhini) из Африки. Клещи рода *Mortelmansia* (3 вида) связаны с южно-американскими приматами сем. Cebidae (подотряд Haplorrhini). Принимая во внимание данные о распространении этих клещей можно предположить, что семейство сформировалось еще на общих предках приматов обеих подотрядов.

Сем. Pneumocoptidae. Включает всего 1 род с 4 видами. Все они паразитируют в легких грызунов. На сегодняшний день 2 вида пневмокоптид известны из легких беличьих сем. Sciuridae (подотряд Sciuromorpha) в Северной Америке, а 2 других вида из легких грызунов сем. Cricetidae (подотряд Myomorpha) из Европы и Северной Америки. Судя по распространению этих клещей можно предположить, что они могут быть гораздо более широко распространены на грызунах, чем это известно ныне. Небольшое число описанных видов этих клещей можно объяснить трудностями в их обнаружении.

Сем. Gastronyssidae. Включает 42 вида 9 родов, относящихся к двум подсемействам. Филогения гастрониссид недавно была реконструирована (Bochkov et al., 2008). Клещи подсем. Yunkeracarinae (2 рода) паразитируют в носовых полостях грызунов, принадлежащих к подотрядам Myomorpha и Sciuromorpha. Все представители подсем. Gastronyssinae (7 родов) связаны с рукокрылыми.

На сегодняшний день довольно трудно анализировать паразито-хозяинные связи или биогеографию гастрониссид, поскольку наше знание о разнообразии этой группы весьма неполные. Однако некоторые предварительные заключения могут быть сделаны уже сейчас. Клещи этого семейства широко представлены на хозяевах двух неродственных отрядов Chiroptera (Laurasiatheria) и Rodentia (Euarchontoglires). Если заключения о монофилии Gastronyssidae (Bochkov et al., 2008) верны, то такое распространение его представителей имеет 2 наиболее вероятных объяснения. Согласно первой гипотезе, предки гастрониссид перешли к паразитизму еще на общих предках рукокрылых и грызунов (Boreoeutheria). В этом случае они должны были вымереть на представителях всех ветвей этой огромной клады, кроме хозяев двух выше обозначенных отрядов. Согласно второй гипотезе, гастрониссиды перешли с предков одной группы хозяев на другую, что требует меньше допущений. Гастрониссиды, связанные с рукокрылыми, являются более морфологически специализированными, чем гастрониссиды грызунов, имеют более широкое географическое распространение и более многочисленны. Они широко представлены как на Microchiroptera, так и на Megachiroptera. Таким образом, можно предположить, что эти клещи перешли на грызунов с рукокрылых.

Подсем. Dromiciocoptinae incertae sedis. Включает 3 вида 1 рода *Dromiciocoptes*. Все виды рода являются паразитами южно-американских сумчатых семейств Didelphidae (Didelphimorphia) и Caenolestidae (Paucituberculata).

Подсем. Listrosoralginae incertae sedis. Включает 7 видов 3 родов. Все 4 ныне известных вида рода *Listropsoralges* паразитируют на южно-американских сумчатых сем. Didelphidae (Didelphimorphia), тогда как оба вида, описанные в роде *Petauralges,* зарегистрированы на австралийских сумчатых семейств Petauridae (Diprotodontia) и Dasyuridae (Dasyuromorphia). Единственный вид рода *Listropsoralgoides* — *L. surinamensis* Fain et Lukoschus, 1970 связан с южно-американскими грызунами рода *Proechimys* (Echimyidae). Предки этих клещей перешли на грызунов данного рода сумчатых.

Комплекс Psoroptidae

Сем. Psoroptidae. Включает 50 видов 29 родов, принадлежащих к 6 подсемействам. Филогения реконструирована только для клещей подсем. Cebalginae и Makialginae (OConnor, 1987; Bochkov et al., 2011). Три из шести подсемейств псороптид связаны с приматами: Makialginae — с мокроносыми обезьянами подотряда Strepsirrhini, Cebalginae — с южноамериканскими обезьянами инфраотряда Semiiformes (Haplorrhini), и Nasalialginae, включающее один вид, *Nasalialges borneensis* Fain et Lukoschus, 1979, связано с носачами *Nasalis larvatus* (Semiiformes: Cercopithecidae) о-ва Борнео. Единственный известный представитель подсем. Marsupialginae *Marsupialges misonnei* Fain, 1963 паразитирует на южно-американских опоссумах сем. Didelphidae, которые или ведут древесный образ жизни, как *Caluromys philander*, либо лазают на деревья в поисках пищи или убежищ, как *Didelphis marsupialis* или *Marmosa murina*. Клещи подсем. Psoralginae в основном связаны с южно-американскими млекопитающими отряда неполнозубых (Pilosa), ведущими древесный или полудревесный образ жизни, ленивцами (Bradypodidae и Megalonychidae) и муравьедами (Myrmecophagidae). Псоральгины также описаны с двух видов южно-американских грызунов — древесного дикообраза *Coendou rothschildi* (Erethizontidae) и акуши *Myoprocta acouchy*, типично наземного грызуна сем. Dasyproctidae. Кроме того, клещи этого подсемейства, принадлежащие к роду *Acaroptes*, паразитируют на вомбатах (Diprotodontia: Vombatidae) в Австралии. Несмотря на то что Фэн (Fain, 1965) отнес последний род к Psoralginae, филогенетические связи *Acaroptes* до сих пор не ясны, поскольку эти клещи резко отличаются по своей морфологии от остальных псоральгин и более близки к перьевым клещам подсем. Pandalurinae (Psoroptoididae). Распределение по хозяевам клещей подсем. Psoroptinae носит весьма мозаичный характер. Клещи этого подсемейства связаны с плацентарными млекопитающими отрядов Carnivora, Cetartiodactyla, Erinaceomorpha, Hyracoidea, Lagomorpha, Perissodactyla и Rodentia в разных частях света, причем в большинстве случаев эти хозяева не ведут древесного образа жизни. Следует, однако, подчеркнуть, что хозяева двух самых архаичных монотипических родов псороптин *Echimyalges* и *Hyracoptes* соответственно *Kannabateomys amblyonyx* (Rodentia: Echimyidae) и *Dendrohyrax dorsalis* (Hyracoidea: Procaviidae) являются активными древолазами. Остальные 7 родов псороптин образуют по данным внешней морфологии филогенетически компактную группу. Фэн (Fain, 1975) полагает, что предки этой родовой группы возникли в Африке, поскольку представители 3 родов из 7 являются африканскими эндемиками, а большинство клещей остальных родов либо также африканские эндемики, либо наряду с другими местами находок зарегистрированы в Африке. С другой стороны, большинство хозяев клещей этой родовой группы парнокопытные Artiodactyla и непарнокопытные Perissodactyla, населяют в наше время именно Африку и в несколько меньшей степени Азию. Поэтому, возможно, что настоящее географическое распространение этих псороптин отражает, скорее, современное распространение их хозяев, нежели свидетельствует об их африканском происхождении.

Принимая во внимание все сказанное выше, можно предположить, что предки псороптид перешли с птиц к паразитизму именно на приматах. Южно-американские сумчатые и плацентарные млекопитающие, вероятно, независимо получили псороптид уже от этих хозяев. Так, по-видимому, возникли подсем. Marsupialginae и Psoralginae, причем первоначальными хозяевами псоральгин являлись неполнозубые, от которых клещей получили и грызуны.

Сем. Lobalgidae. Включает 7 видов и 2 рода, относящихся к двум подсемействам. Монофилия семейства является хорошо обоснованной (Bochkov, OConnor, 2010). Как уже указывалось выше, предполагается, что клещи этого южно-американского семейства перешли к паразитизму на плацентарных млекопитающих с птиц. Подсем. Lobalginae представлено единственным видом *Lobalges trouessarti* Fonseca, 1954, который паразитирует на ленивцах семейств Bradypodidae и Megalonychidae. Подсем. Echimytricalginae включает 6 видов рода *Echimytricalges*. Все они паразитируют на грызунах сем. Echimyidae, многие из которых ведут древолазающий образ жизни. Грызуны сем. Echimyidae имеют своеобразный волосяной покров. Многие их волосы модифицированы в игловидные желобообразные структуры. Клещи подсем. Echimytricalginae приспособились к жизни в желобах волос, напоминая, таким образом, перьевых клещей, живущих на опахале пера в коридорах, образованных бородками.

Паразитизм клещей одного семейства на столь разных хозяевах, как Pilosa и Rodentia, предполагает вторичный переход с одной группы хозяев на другую. В настоящее время трудно понять, какая группа хозяев являлась для лобальгид исходной.

Подсем. Paracoroptinae incertae sedis. Включает 6 видов и 2 рода. Эти клещи обитают на африканских приматах семейств Cercopithecidae и Hominidae (парвотряд Catarrhini). Вероятно, предки этой группы перешли на архаичных Catarrhini с птиц. Род *Paracoroptes* (4 вида) связан с Cercopithecidae. Находка *P. natalensis* Fain et Segerman, 1978 на африканском грызуне *Thryonomys swinderianus* (Thryonomyidae) является случайной. Род *Pangorillalges* представлен двумя видами с шимпанзе *Pan troglodytes* и гориллы *Gorilla gorilla* (Hominidae) соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие детально разработанной филогении Psoroptidia затрудняет проведение анализа их паразито-хозяинных связей на уровне семейств/подсемейств клещей и отрядов хозяев. Псороптидии широко распространены на териевых млекопитающих и первично или вторично отсутствуют на Monotremata. Вымирание этих клещей на однопроходных легко объяснить крайне низким видовым разнообразием этих хозяев (до наших дней дожили только 5 видов). Более того, выжившие монотрематы либо, как утконос *Ornithorhynchus anatinus* (Ornithorhynchidae), тесно связаны с водой, либо имеют иглистый шерстный покров, как ехидны (сем. Tachyglossidae). Следует отметить, что на монотрематах также не зарегистрированы простигматические клещи, хотя находки на этих хозяевах внутрикожных простигматических клещей сем. Demodicidae не исключены.

Клещи саркоптидного комплекса, по-видимому, были изначально связаны с млекопитающими. Наиболее архаичные группы этого комплекса, Dromiciocoptinae, Listropsoralginae и Myocoptinae, обитают на коже, что неудивительно, поскольку кожа хозяев считается первоначальным местообитанием псороптидий (Бочков, 2007). Причем первые две группы связаны с сумчатыми хозяевами, а Myocoptidae сформировались на грызунах, которые, вероятно, получили этих клещей либо от сумчатых, либо от других плацентарных млекопитающих. В пределах комплекса можно наблюдать, переход от накожного паразитизма к обитанию в волосяных фолликулах (Rhyncoptidae), а затем и к внутрикожному паразитизму (Sarcoptidae). Клещи этой монофилетической группы, видимо, изначально были связаны с общими предками сумчатых и плацентарных млекопитающих. Клещи сем. Chirorhynchobiidae, прикрепляющиеся к крыловой мембране своих хозяев рукокрылых, вероятно, близки к фолликулярным и кожероющим клещам. Клещи других семейств, Atopomelidae, Chirodiscidae и Listrophoridae, перешли с кожи к обитанию на волосах своих хозяев. В каждом из трех этих семейств имеются архаичные уплощенные и продвинутые формы с веретеновидной идиосомой (Бочков, 2007; OConnor, 2009). Ранее данные семейства принято было объединять в отдельном надсем. Listrophoroidea (Krantz, 1978), хотя в настоящее время данные об их филогенетических связях весьма противоречивы (Klimov, OConnor, 2008; Bochkov, OConnor, 2010). Два первых семейства, по-видимому, произошли еще на общих предках териевых млекопитающих, тогда как сем. Listrophoridae сформировалось на грызунах. Клещи семейств Gastronyssidae, Lemurnyssidae и Pneumocoptidae, напротив, перешли к полостному паразитизму. Данная группировка является, по всей видимости, монофилетической (Bochkov et al., 2008). Однако ее возникновение довольно трудно проследить. Gastronyssidae, по-видимому, перешли к паразитизму с летучих мышей на грызунов, тогда как Lemurnyssidae и Pneumocoptidae изначально были связаны соответственно с приматами и грызунами. Наиболее архаичные клещи сем. Gastronyssidae сохранили ряд весьма примитивных черт, например, щетинки *s* на ногах IV, которые отсутствуют у всех остальных высших псороптидий. Дальнейшее изучение разнообразия этих клещей позволит реконструировать детали их перехода к эндопаразитизму.

Клещи псороптоидного комплекса, как уже говорилось выше, перешли к паразитизму на плацентарных млекопитающих с птиц. Причем этот переход независимо произошел во всех трех группах этого комплекса — у Psoroptidae и Paracoroptinae на приматов, у Lobalginae на Pilosa или грызунов сем. Echimyidae в Южной Америке.

Таким образом, история паразитических отношений с Mammalia в разных семействах Psoroptidia включала в себя как параллельную эволюцию с различными группами териевых млекопитающих, так и множество вторичных переходов с хозяев одних отрядов на другие, сопровождавшихся длительной сопряженной эволюцией на новых хозяевах. Распространение семейств этих клещей определяется сложнейшим комплексом факторов, таких как филогенетические и экологические связи их хозяев, изменения в образе жизни или преобразования морфологии хозяев, а также факторами окружающей среды — температурой, влажностью и т.д. Практически не исследованными остаются случаи возможного конкурентного вытеснения клещами одних семейств представителей других семейств, принадлежащих к одному морфоэкотипу. Так, например, архаичные семейства волосяных клещей Atopomelida и Chirodiscidae практически не встречаются на хозяевах одной группы. Тогда как клещи более морфологически «продвинутого» сем. Listrophoridae делят ряд групп хозяев с Atopomelidae, зачастую даже встречаясь на одной особи хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен за критическое прочтение рукописи Ю. С. Балашову, С. В. Миронову и А. О. Аверьянову (Зоологический институт РАН, С.-Петербург, Россия). В ходе работы широко использовались коллекции Музея зоологии Мичиганского университета, США (B.M. OConnor) и Королевского института естественной истории, Бельгия (G. Wauthy).

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (08-04-00754_а и 10-04-00160_а).

Список литературы

Балашов Ю. С. 1982. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 97. 320 с.

Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 358 с.

Бочков А. В. 2007. Морфологические адаптации акариформных клещей к перманентному паразитизму на млекопитающих. Паразитология. 41: 428—458.

Миронов С. В., Бочков А. В. 2009. Современные представления о макрофилогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes). Зоол. журн. 88: 922—937.

Asher R. J., Helgen K. M. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny. BMC Evolutionary Biology. 10 (102): 1—9.

Atyeo W. T., Gaud J. 1979. Feather mites and their hosts. In: Recent Advances in Acarology, Academic Press, New York, USA. 355—361.

Bochkov A. V. 2010. A review of mammal associated Psoroptidia (Acariformes: Astigmata). Acarina. 18: 99—260.

Bochkov A. V., Klimov P. B., Wauthy G. 2011. Phylogeny and coevolutionary associations of makialgine mites (Acari, Psoroptidae, Makialginae) provide insight into evolutio-

nary history of their hosts, strepsirrhine primates. The Journ. of Linnean Zool. 162: 1—14.

Bochkov A. V., OConnor B. M. 2010. External morphology and systematics of the family Lobalgidae (Acari: Astigmata) with resolution of the question of family monophyly. Insect Systematics et Evolution. 41: 187—229.

Bochkov A. V., OConnor B. M., Zabludovskaya S. (2008). Phylogeny and systematics of the endoparasitic astigmatid mites (Acari: Sarcoptiformes) of mammals: families Gastronyssidae, Lemurnyssidae, and Pneumocoptidae. Zootaxa. 1951: 1—152.

Dabert M., Witalinski W., Kazmierski A., Olszanowski Z., Dabert J. 2010. Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. Molecular Phylogenetics and Evolution. 56: 222—241.

Domrow R. 1992. Acari Astigmata (excluding feather mites) parasitic on Australian vertebrates: an annotated checklist, keys and bibliography. Invertebrate Taxonomy. 6: 1459—1606.

Fain A. 1965. Les acariens producteurs de gale chez les edentes et les marsupiaux (Psoroptidae et Lobalgidae: Sarcoptiformes). Bulletin de Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique. 41: 1—41.

Fain A. 1968. Etude de la variability de *Sarcoptes scabiei* aves une revision des Sarcoptidae. Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia. 47: 1—196.

Fain A. 1975. Nouveaux taxa dans les Psoroptinae hypothese sur l'origine de ce groupe (Acarina, Sarcoptiformes, Psoroptidae). Acta Zoologica et Pathologica Antverpensia. 61: 57—84.

Fain A. 1994. Adaptation, specificity and host-parasite coevolution in mites (Acari). Intern. Journ. of Parasitol. 24: 1273—1278.

Fain A., Hyland E. H. Jr. 1988. Evolution of astigmatic mites on mammals. In: Coevolution of parasitic arthropods and mammals. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, Wiley and Sons. 614—658.

Klimov P. B., OConnor B. M. (2008). Origin and higher-level relationships of psoroptidian mites (Acari: Astigmata: Psoroptidia): evidence from three nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution. 47: 1135—1156.

Klompen J. S. H. 1992. Phylogenetic relationships in the mite family sarcoptidae (Acari: Astigmata). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan. 180: 1—154.

Krantz G. W. 1978. A Manual of Acarology. 2nd ed., Corvallis, USA, Oregon State University Bookstores. 509 p.

McKenna M. C., Bell S. K., 1997. Classification of mammals above the species level. New York, Columbia University Press. 631 p.

OConnor B. M. 1982. Astigmata. In: Synopsis and Classification of Living Organisms. New York, USA, McGraw-Hill Book Company. 146—169.

OConnor B. M. 1987. Host associations and coevolutionary relationships of astigmatid mite parasites of New World Primates. 1. Families Psoroptidae and Audycoptidae. Fieldiana Zoology. 39: 245—260.

OConnor B. M. 2009. Cohort Astigmatina. In: A manual of acarology. 3ed. Lubbock, Texas, USA, Texas Tech University Press. 565—657.

Rybczynski N., 2007. Castorid phylogenetics: implications for the evolution of swimming and tree-exploitation in beavers. Journ. of Mammalian Evolution. 14:1—35.

Wilson D. E., Reeder D. M. 2005. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3th ed., Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 2142 p.

Yunker C. E. 1955. A proposed classification of the Acaridiae (Acarina: Sarcoptiformes). Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 22: 98—105.

EVOLUTION OF PARASITISM IN MAMMAL-ASSOCIATED MITES OF THE GROUP PSOROPTIDIA (ACARI: ASTIGMATA)

A.V. Bochkov

Key words: Acari, Astigmata, Psoroptidia, Sarcoptoidea, permanent parasites, mammals, host-parasite associations.

SUMMARY

Host-parasite relationships of mammals and astigmatan mites (Acariformes: Astigmata) belonging to the parvorder Psoroptidia are analyzed. The absolute majority of mammal-associated psoroptidians belongs to the paraphyletic superfamily Sarcoptoidea. Mites of the family complex Psoroptidae (Lobalgidae, Psoroptidae, and Paracoroptinae) shifted from birds to placental mammals independently from each other. Mites of the family complex Sarcoptidae, including all other sarcoptoid families, derived from the common stalk of Psoroptidia independently from the Psoroptid complex. Mites of the sarcoptid complex shifted from nidicoly in mammalian nests to the permanent parasitism on these hosts. They are widely represented on both marsupial and placental mammals and are absent on Monotremata.